

ASPECTS ULTRASTRUCTURAUX
DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE
DANS LE POINT VÉGÉTATIF DE LA FRONDE DE
GRACILARIA VERRUCOSA
(GIGARTINALES, RHODOPHYTA)

R. KLING*, M. PELLEGRINI** et M. BODARD †

* Université de Lille Flandres-Artois, Laboratoire d'Algologie
et de Biologie végétale marine, U.F.R. de Biologie,
SN2, 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex, France.

** Faculté des Sciences de Luminy, Laboratoire de Biologie végétale,
13288 Marseille Cedex 9, France.

RÉSUMÉ - Le présent travail a pour objet la recherche des critères infrastructuraux qui accompagnent l'évolution cellulaire dans le point de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. Construit sur le type cladomien uniaxial, la fronde comprend un cladome primaire à axe long et des cladomes secondaires, tertiaires, quaternaires à axe court (= microcladome).

Sur une section longitudinale axiale, l'apex de la fronde présente trois régions: 1) le dôme apical qui est formé par l'initiale de l'axe primaire, les initiales des axes secondaires jeunes, ainsi que les cellules axiales récemment issues de l'activité de ces initiales; 2) le cortex qui résulte de la coalescence des cellules distales et subdistales des axes secondaires, tertiaires et quaternaires sous-jacents; 3) la medulla, qui est constituée par les cellules proximales de ces microcladomes.

Les cellules apicales corticales (initiales des axes secondaires, tertiaires et quaternaires âgées) se distinguent des cellules apicales du dôme (initiales des axes primaire, secondaires et tertiaires jeunes) par un plus faible rapport nucléoplasmique et par une différenciation plus accusée des plastes et des mitochondries. Les cellules axiales proximales, quel que soit leur ordre hiérarchique dans le cladomothalle, forment un ensemble homogène (tissu médullaire) dont les cellules se caractérisent en commun par une vacuolisation importante. Un trait caractéristique des cellules du dôme et du cortex est l'absence de noyaux mitotiques. Cette particularité cytologique, qui est bien documentée chez les Fucales, les Bryales et les Pteridophytes, conduit à évoquer le méristème quiescent des Spermatophytes.

La localisation des granules floramylicifères dans l'hémisphère proximal du noyau traduit une dissymétrie structurale de la membrane nucléaire externe avec une localisation préférentielle des enzymes qui interviennent dans la polymérisation de l'amidon.

ABSTRACT - Purpose of the present work is to search for structural indications of the cellular differentiation that produce in the apex of the frond of the red alga *Gracilaria*

verrucosa (Huds.) Papenf. a branching system that consists of short cladomes called "microcladomes" which fasten on to primary cladome.

A longitudinal axial section in the apical region of the frond, shows three areas: 1) the apical dome that consists of the primary and secondary cladomes ■ of the axial cells those derived from them; 2) the cortical layer or cortex which arise from the coalescence of the apical cells of the short secondary and tertiary cladomes; 3) the medulla which is formed in the inner part of the frond, with the proximal and vacuolised cells of these cladomes. The apical cells of the dome (apical cells of the aged secondary, tertiary and quaternary axes) are conspicuous by heavy nucleoplasmic ratio (≈ 0.6), bulky nucleus and more active mitochondria and dictyosomes whereas those of the cortex (apical cells of the young secondary and tertiary axes) are noticeable by little nucleoplasmic ratio (≈ 0.2) and more differentiated rhodoplastes and mitochondria. The proximal cells of the axes, whatever their position in the microcladome may be, are more vacuolised and make the medulla.

Mitotic nucleus in apical and also in cortical layers are conspicuous by one's absence. This would be the same by other plants as Chlorophyceae, Fucales, Bryales and by Ferns where the apical cell is rarely dividing. This situation attain to perfection by the Spermato-phyta in the quiescent meristems. The asymmetrical distribution of the floridean starch vesicles around the nucleus, may related to the external nucleus envelop layer organisation and his likely function in floridean starch synthesis.

MOTS CLÉS : ultrastructure, différenciation, méristème apical, cladomothalle nu, *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf., Rhodophyta, Gigartinales.

INTRODUCTION

L'étude du point végétatif de la fronde adulte de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf., a fait l'objet de plusieurs descriptions en microscopie photonique (Killian, 1914; Phillips, 1925; Sjoestedt, 1926; Kylin, 1930; Chadefaud, 1960; Oliveira, 1968). L'interprétation la plus récente (Kling & Bodard, 1986) peut se résumer de la façon suivante.

L'édification de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (fig. 1) est assurée par le fonctionnement d'une cellule initiale apicale singulière de forme généralement tétraédrique. Cette cellule (A.I.), en se segmentant sur ses trois faces verticales, selon un trajet hélicomère sénestre, d'indice phyllotaxique 1/3, engendre successivement trois cellules sous-apicales (SA.I.).

La division transversale de chacune de ces cellules sous-apicales donne naissance à une cellule distale qui est l'initiale apicale d'un axe secondaire (A. II) et à une cellule proximale (AX.I) qui contribue à l'édification du filament axial primaire. Les initiales secondaires (A.II) engendrent des axes secondaires qui portent à leur tour des filaments axiaux tertiaires et quaternaires. Tous ces filaments axiaux latéraux demeurent courts, de sorte qu'on peut les considérer comme les axes de microcladomes. Quoi qu'il en soit, ces microcladomes, aussi bien que le cladome primaire qui les porte, sont dépourvus de formations pleuridiennes et appartiennent à la catégorie des cladomes nus (L'Hardy Halos, 1985). En conséquence, toutes les cellules qui participent à l'élaboration du cladomothalle de *Gracilaria verrucosa* sont des cellules axiales.

La cytologie infrastructurale du point végétatif de la fronde de *Gracilaria* reste inexplo- rée. De tels travaux existent cependant, chez les autres Rhodophycophytes, particulièrement les Rhodyméniales (Bouck, 1962), les

Cérariales (Lichtlé & Giraud, 1969; Nonomura & West, 1980; Godin, 1985), les Bangiales (Brown & Weier, 1970), les Cryptonémiales (Borowitzka & Veski, 1978; Cabioch & Giraud, 1982). Des travaux similaires sont connus, d'une part chez les autres Thallophytes chlorophylliens, particulièrement les Charales (Ducruex, 1968, 1979), les Fucales (Pellegrini, 1978, 1979; Prudhomme van Reine & Star, 1981; Katsaros *et al.*, 1983; Gaillard & L'Hardy-Halos, 1984), d'autre part chez les Cormophytes (Bryales: Bonnot, 1968; Sphagnales: Fabre & Orcival, 1982; Ptéridophytes: Sossountzov, 1976).

Tous ces travaux relatent l'existence d'une organisation particulière de la (ou des) cellule(s) du méristème (uni- ou pluricellulaire) apical qui s'exprime par la distribution polarisée des organites cellulaires, le rapport nucléocytoplasmique élevé, la densité du cytoplasme et la présence d'organites actifs.

Au cours du présent travail, nous nous proposons: 1) de décrire les caractéristiques infrastructurales des cellules qui constituent les axes d'ordres successifs (axes primaire, secondaires, tertiaires, quaternaires); 2) de dégager les étapes de la cytodifférenciation au sein d'un même axe (gradient d'activité cellulaire entre son pôle distal et son pôle proximal); 3) de comparer entre elles les cellules qui occupent la même position sur des axes d'ordres différents (initiales apicales, cellules sous-apicales, cellules proximales); 4) de confronter nos données à celles de la littérature sur les Rhodophycées ou sur d'autres Végétaux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des apex de frondes, longs de 2 à 5 mm, sont prélevés en septembre sur des thalles adultes de *Gracilaria* (tétrasporophyte) récoltés dans les cuvettes rocheuses ensablées du médiolittoral inférieur de la côte Est de la Manche, entre Wimereux et Wissant. Ils sont immédiatement plongés dans un mélange fixateur glutaraldéhydrique (glutaraldéhyde 25%: 6ml + tampon cacodylate 0.2 M, pH 7.4: 12ml + eau de mer filtrée à 0,2 μ m: 30ml) à la température ambiante pendant 4h. Les échantillons sont lavés dans une solution de saccharose 0,3 M et de cacodylate 0,2 M tamponnée à pH 7,4 (3 l v.v), renouvelée toutes les heures, puis laissés toute une nuit dans le dernier bain de lavage à 4°C. Après rinçage préalable dans l'eau distillée, les échantillons sont postfixés dans le tétr oxyde d'osmium (2%) tamponné par le cacodylate (0.2 M) à pH 7,4 pendant 1h30. Après plusieurs rinçages dans l'eau distillée, les thalles sont déshydratés progressivement par passages successifs dans des bains d'acétone de concentration croissante et pré-inclus pendant une nuit dans le mélange d'acétone et de résine de Spurr (1969) (1 l v.v) avant d'être inclus. La polymérisation de la résine est effectuée à 60°C pendant 48h. Les coupes sont réalisées à l'aide d'un couteau de verre ou d'un diamant sur un ultramicrotome Porter-Blum ou un Reichert ultracut E et contrastées à l'acétate d'uranyle (30mn) et au citrate de plomb (15mn) selon la technique de Venable & Coggeshal (1965) puis observées à l'aide des microscopes électroniques Philips EM 300, Hitachi 600 ou JEOL 201.

RÉSULTATS

Les cellules de l'axe primaire (fig. 2).

La cellule apicale primaire (A.1.) (fig. 2 et 3) renferme au voisinage de la paroi, un cytoplasme dense parcouru par les travées du réticulum endoplasmique, qui se dilatent et donnent naissance à des vésicules d'exocytose (fig. 3: ve). La taille du noyau est remarquable, comparée aux dimensions de la cellule (3,3 μ m de diamètre). Le rapport nucléoplasmique, évalué à partir des surfaces, est relativement élevé (0,6). Le nucléoplasme renferme un nucléole sphérique. La chromatine condensée s'organise en plages irrégulières.

Les plastes, de forme allongée (fig. 3: P), se disposent régulièrement autour du noyau dans le cytoplasme pariétal. Le stroma est parcouru, selon le grand axe de l'organite, par 2 à 6 thylacoïdes isolés enveloppés par un thylacoïde périphérique. Il renferme des plages claires, les génophores, contenant des éléments fibrillaires d'ADN. Les images de bipartition (fig. 3: flèche double) sont rares.

Les mitochondries (mi) se répartissent uniformément dans le cytoplasme. Ce sont des organites ovoïdes dont la membrane interne se replie en nombreux tubules dilatés qui se disposent irrégulièrement dans le stroma.

Les dictyosomes (d) sont constitués par un empilement de 4 à 6 saccules dont l'extrémité est vésiculée. Les saccules distaux sont fréquemment hypertrophiés. L'association des dictyosomes avec les mitochondries est fréquente (fig. 3 et 5).

Les granules floramylières (A), toujours extraplastidiaux, sont peu abondants et paraissent sous la forme de plages subcirculaires claires, groupées à la base du noyau (fig. 3).

Au pôle distal de la cellule, le cytoplasme pariétal renferme quelques rares globules denses de grande taille, cernés par une plage claire et limités par une membrane (fig. 4: GL). La paroi externe, dont la structure est similaire à celle des cellules apicales des microcladomes tertiaires et quaternaires (fig. 8) sera envisagée plus loin.

La cellule sous-apicale primaire (fig. 2 et 3: SA.1) présente un aspect structural comparable à celui de la cellule précédente. On note toutefois une distribution plus polarisée des granules floramylières qui sont préférentiellement groupés au pôle proximal, sous le noyau. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'apex, les cellules axiales primaires (fig. 2: AX.1) sont de plus en plus volumineuses, de plus en plus vacuolisées; elles deviennent finalement plurinucléées dans la région interne du thalle, où elles abritent une vacuole de grande taille (fig. 11: V).

Ces cellules forment la medulla, avec les cellules proximales des axes secondaires, tertiaires et quaternaires (fig. 16: ME). Leur cytoplasme renferme tous les organites décrits plus haut, mais ils sont plus épars que dans les cellules apicale et sous-apicale.

Les plastes ont des thylacoïdes encore bien structurés, quoique vésiculisés et des phycobilisomes bien individualisés (fig. 12: ph). Les mitochondries sont nombreuses et leurs tubules dilatés (fig. 12: mi). Les profils du réticulum supportent

de nombreuses particules ribosomales (fig. 12: ER). Les dictyosomes, dont les saccules peu vésiculisés, sont faiblement actifs (fig. 12: d). Les noyaux ont une enveloppe festonnée et un nucléoplasme fibrillaire (fig. 13: N). Dans quelques cellules, des corps osmiophiles de grande taille et polyédriques (fig. 14: i) sont visibles. Les parois internes sont peu contrastées (fig. 11: pa). La lamelle moyenne forme un liseré clair, irrégulier, qui s'élargit au niveau des méats (fig. 11: me). Les synapses sont du type *Asparagopsis* (fig. 15), le bouchon synaptique (b) est finement granuleux au centre et délicatement strié dans la zone du disque synaptocyttoplasmique (ds). La membrane qui limite le bouchon (mb) se distingue nettement de la membrane synaptocyttoplasmique (ms) dont elle est séparée par un espace clair.

Les cellules des axes secondaires jeunes.

Les cellules apicales (A.II) et sous-apicales (SA.II) des axes secondaires jeunes, c'est-à-dire les plus proches de l'axe primaire (fig. 1 et 6), offrent les mêmes particularités ultrastructurales que leurs homologues de l'axe primaire. Le cytoplasme est dense et vacuolisé. Le rapport nucléoplasmique est voisin de 0,5. Le noyau interphasique reste volumineux (3 μ m). Les plastes, peu différenciés, renferment 2 à 3 thylacoïdes. Les mitochondries (fig. 6: mi), semblables à celles des cellules axiales primaires, se localisent au voisinage des dictyosomes et des plastes. Les dictyosomes se regroupent au pôle distal des cellules. Ils sont actifs comme le laisse supposer l'aspect vésiculé des saccules qui s'empilent par 4 à 5. Les vésicules auxquelles ils donnent naissance confluent en plages claires. Le réticulum endoplasmique développe d'abondantes travées dilatées, qui donnent naissance à des vésicules d'exocytose (fig. 6: flèche double).

Au fur et à mesure de leur éloignement de la région apicale active, les cellules axiales secondaires (fig. 2: AX.II) subissent les mêmes modifications structurales que les cellules axiales primaires, à savoir augmentation progressive de la taille et passage à l'état plurinucléé.

Les cellules des axes secondaires âgés, tertiaires et quaternaires

Les cellules apicales tertiaires (A.III) et quaternaires (A.IV), que nous avons localisées topographiquement à partir de la position supposée des cellules axiales d'ordres secondaire et tertiaire, constituent, avec les cellules apicales, des axes secondaires âgés, c'est-à-dire les plus éloignés de l'axe primaire, le cortex (fig. 8: cx et cxi). L'aspect structural de ces cellules périphériques de la fronde introduit quelques nouveautés.

Le rapport nucléoplasmique, qui est d'environ 0,5 dans l'apicale primaire et les apicales secondaires, jeunes, passe ici à environ 0,2. Le cytoplasme est toujours dense et plurinucléé (fig. 7). Les plastes sont différenciés et renferment 5 à 7 thylacoïdes. Les mitochondries sont fréquentes et restent localisées au voisinage des plastes. Les travées du réticulum parcourent le cytoplasme pariétal. Les vacuoles et les granules floramylicifères se regroupent au pôle distal des cellules (fig. 7). La présence de résidus membranaires dans les vacuoles (fig. 7: flèche double), suggère un processus d'autophagie. La paroi externe pluristratifiée (fig. 8) comprend de l'extérieur vers l'intérieur: une cuticule (cu) détachable à la cou-

pe, une couche moyenne fibreuse (cm), où les fibrilles s'orientent parallèlement à la surface et une couche interne claire (ci) au contact du plasmalemme qui présente de nombreuses microvillosités et paraît engagé dans un processus d'exocytose, auquel semblent participer les travées du réticulum endoplasmique.

Enfin, c'est au niveau de ces axes tertiaires et quaternaires qu'apparaissent les premières synapses secondaires (fig. 9: sy.II). Ces jonctions entre cellules axiales voisines se réalisent d'abord par la formation d'une cellule intermédiaire (cit), issue par mitose, d'une cellule donatrice (cd), puis par la fusion de la cellule intermédiaire avec la cellule réceptrice (cr) (fig. 9 et 10).

L'aspect ultrastructural des cellules proximales (A.III) (fig. 1, 8 et 10) des axes tertiaires et quaternaires constituant le cortex interne (fig. 8: cxi) et des éléments périphériques de la médulla, est semblable à celui des cellules distales de ces axes (apicales tertiaires et quaternaires).

DISCUSSION

Les résultats exposés ici sur *Gracilaria verrucosa* montrent que les cellules de l'apex ont des caractères ultrastructuraux en relation avec leur rôle et leur position hiérarchique dans le cladomothalle. Ils confortent ainsi l'interprétation antérieurement proposée pour expliquer la structure de la fronde (Kling & Bodard, 1986).

On peut essayer de dégager les aspects spécifiques de la cytologie infrastructurale dans l'apex de *Gracilaria* par comparaison avec celui d'autres Rhodophycées notamment à thalle massif, et celui d'autres Végétaux (Fucales, Bryophytes et Ptérydophytes) qui ont aussi la particularité de présenter, dans leur point végétatif, une initiale singulière tétraédrique.

La polarité. L'existence d'une polarité d'organisation dans les cellules actives des points végétatifs, a été démontrée tant chez les Thallophytes (Giraud & Cabioch, 1976; Ducreux, 1979, 1983; Pellegrini, 1979; Katsaros & Galatis, 1985) que chez les Cormophytes (Sossountzov, 1976). Ainsi, les corps osmiophiles des cellules apicales pleuriennes (Ducreux, 1979) et les statolithes des cellules rhizoïdales (Sievers, 1967) de *Chara* se localisent toujours au pôle distal des cellules. Chez *Marsilea drummondii* (Sossountzov, *loc. cit.*), les vacuoles sont abondantes au pôle distal tandis que le noyau et les plastes se regroupent au pôle proximal. Des exemples semblables se rencontrent chez les Phanérogames. Ainsi, dans la coiffe des racines de chêne (Dexheimer *et al.*, 1982), les amyloplastés s'accumulent à la base des cellules, alors que partout ailleurs ils sont diffus.

On observe aussi une polarité d'organisation dans les cellules apicale et sous-apicale primaires de la fronde de *Gracilaria*, où les vacuoles amylofères se localisent au pôle proximal (fig. 3), alors que dans les cellules apicales secondaires, tertiaires et quaternaires, elles s'accumulent au pôle distal (fig. 6, 7 et 8).

Le noyau. Magne (1964) a fourni une description du noyau de *Gracilaria* en microscopie photonique: dans les cellules externes, il est étoilé, alors que dans les cellules corticales internes, il est suborbiculaire à ovoïde. Cette différence s'estompe en microscopie électronique à transmission, où, quelle que soit la région explorée (fig. 2 et 10), les noyaux sont tous de forme et d'aspect interfascique.

Le rapport nucléoplasmique des cellules apicales primaire et secondaires est plus élevé (RNP = 0,6) que celui des cellules apicales tertiaires et quaternaires (RNP = 0,2). Le plus surprenant, dans nos observations, est l'impossibilité d'observer des noyaux mitotiques particulièrement dans les cladomes primaire et secondaires. Des observations en mai, d'apex de frondes de *Gracilaria* cultivés *in vitro*, montrent néanmoins des cellules en mitose (Destombe & Magne, comm. pers., 1986). Ces faits plaident en faveur d'une rythmicité saisonnière, voire journalière des divisions cellulaires, qui est à corrélérer avec la rythmicité de croissance du thalle. Ce point reste à vérifier.

La rareté des mitoses dans les initiales apicales du thalle est signalée chez d'autres Algues: *Fucus* (Mc Cully, 1966; Lecocq *et al.*, 1980), *Chara* (Ducreux, 1968) où la cellule apicale se divise une fois tous les dix jours, *Cystoseira* (Kabbara, 1978; Pellegrini, 1978). Cette particularité (tab. 1), qui touche également le méristème de groupes plus évolués, tels les Bryophytes (Bonnot, 1968; Hallet, 1969; Berthier, 1972) et les Ptéridophytes (Hocquette & Laloux, 1960; Michaux-Ferrière, 1973; Sossountzov, 1976), n'est pas sans rappeler le comportement du méristème d'attente des Spermatophytes (Buvat, 1955; Héban *et al.*, 1978).

Groupe systématique	Texture du cytoplasme	Etat physiologie du plastidome et du vacuome	Etat physiologique du noyau
Rhodophycophytes	+	actif	quiescent (G1)
Phéophycophytes	+++	inactif	quiescent (G1)
Bryophytes	+	actif	quiescent (G1) actif (rarement)
Ptéridophytes	++	inactif chez l'adulte	quiescent

Tableau 1. - Cytologie infrastructurale comparée des principaux organites de la (ou des) cellule(s) initiale(s) apicale(s) du point végétatif des Thallophytes et des Cormophytes. (+: peu abondant; +++: très abondant).

La structure coenocytique des cellules proximales des microcladomes tertiaires et quaternaires de la fronde de *Gracilaria* (fig. 2), est décrite de longue date (Kylin, 1930; Magne, 1964; Oliveira, 1968). Le même phénomène est connu chez des Végétaux plus évolués tels que les Bryales (Bonnot, 1968). Nous pensons, en ce qui concerne *Gracilaria*, que cette structure coenocytique résulte partiellement des fusions cellulaires de type indirecte (fig. 9 et 10). La jonction se réalise grâce à une cellule intermédiaire qui, après fusion des cytoplasmes, déverse son noyau dans la cellule réceptrice. Chez les Délessériacées, la structure coenocytique résulte, en plus, des divisions quasi-synchrones des noyaux (Abélard & L'Hardy-Halos, 1973). Les anastomoses intercellulaires avec synapses secondaires sont connues chez diverses Rhodophycées où elles concernent aussi bien les cellules uninucléées que les cellules plurinucléées. Le phénomène a été décrit chez les Cérariales (Rosenvinge, 1884; Tobler, 1907; Jungers, 1933;

L'Hardy-Halos, 1971; Abétard & L'Hardy-Halos, 1973), les Cryptonémiales (Rosenvinge, 1917), les Gigartinales (Chadefaud, 1948, 1960). Leur observation chez *Gracilaria*, qui appartient à ce dernier ordre, n'a donc rien d'étonnant. Divers auteurs suggèrent que les synapses secondaires qui se différencient, soit au cours de l'ontogenèse normale, soit au cours des processus de régénération (L'Hardy-Halos, 1983), améliorent ou reconstituent les échanges intercellulaires nécessaires au développement.

L'existence d'un transport de composés cytoplasmiques, lors de la formation des synapses secondaires, a été prouvée récemment chez une Algue rouge parasitée (Goff & Coleman, 1985). Ce type de transport pourrait également exister chez les cellules médullaires de *Gracilaria* où les synapses secondaires sont nombreuses. La structure des synapses primaires et secondaires de *Gracilaria* est proche du type *Asparagopsis* (Feldmann *et al.*, 1977).

Les plastes (fig. 3 et 7). Leur structure est typiquement rhodophycéenne: présence d'un thylacoïde périphérique et de plusieurs thylacoïdes stromatiques isolés disposés parallèlement entre eux, selon le grand axe de l'organite et supportant, à leur périphérie, des phycobilisomes. L'organisation ultrastructurale du plastidome des Rhodophycées est bien documentée (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Peyrière, 1972; Lichtlé, 1973; Bisalputra, 1974; Hara & Chihara, 1974; Poeschel, 1979; Nonomura & West, 1980; Brawley & Wetherbee, 1981; Ramm-Anderson & Wetherbee, 1982; Tsekos, 1982; Pellegrini & Pellegrini, 1973; Delivopoulos & Tsekos, 1986). Dans les cellules qui constituent le dôme apical (fig. 16: DO), à savoir les apicales primaire et secondaires ainsi que leurs sous-apicales respectives, les plastes sont juvéniles et renferment 2 à 3 thylacoïdes non vésiculisés, confluant avec le thylacoïde périphérique. Par contre, dans les cellules apicales tertiaires, quaternaires et leurs sous-apicales respectives formant le cortex (fig. 16: CO) ainsi que dans les cellules axiales qui édifient la medulla (fig. 16: ME), les plastes offrent l'aspect d'organites différenciés et actifs comptant 5 à 7 thylacoïdes vésiculisés (fig. 9 et 12).

L'existence d'un plastidome juvénile dans les cellules du dôme, et d'un plastidome adulte dans les cellules du cortex et de la medulla se comprend, si on admet la fonction plus spécifiquement méristématique des cellules du dôme et celle plus métabolique (phosphoassimilation et nutrition) des cellules du cortex et de la medulla.

L'évolution de l'appareil plastidial, au cours de l'ontogenèse de la fronde des Rhodophycées, a été décrite par plusieurs auteurs (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Brown & Weier, 1970; Krugens & West, 1972; Nonomura & West, 1980; Bert, 1981).

Chez les Corallinacées, où la structure est multiaxiale (Cabioc'h & Giraud, 1982), les cellules méristématiques qui assurent la croissance de l'épithalle renferment, à côté d'un noyau volumineux, des mitochondries, des dictyosomes nombreux et actifs, ainsi que des plastes juvéniles.

Plus récemment, Godin (1985) montre, que chez la Rhodomélacée, *Laurencia obtusa*, les cellules actives du thalle (initiale apicale primaire, initiales phyllidiennes et pleuridiennes) renferment des plastes juvéniles alors que les cellules axiales possèdent des plastes différenciés.

Les granules floramylières. La localisation des grains d'amidon floridéen à la base des noyaux (fig. 2 et 3) traduit l'existence de l'intervention de la membrane nucléaire externe dans les processus de polymérisation de l'amidon. Cette relation, déjà signalée chez *Polysiphonia* par Wetherbee & Wynne (1973), apparaît sous une forme singulière puisqu'elle n'intéresse que l'hémisphère proximal des noyaux. Elle implique une dissymétrie structurale de la membrane nucléaire externe entre l'hémisphère proximal et l'hémisphère distal des noyaux. Le rôle de l'enveloppe nucléaire dans la synthèse de substances mucilagineuses aux fonctions variées a été mis en évidence récemment (Delivopoulos & Tsekos, 1985).

Les mitochondries. Elles sont bien représentées et actives dans toutes les cellules de la fronde de *Gracilaria*. Comme chez les autres Rhodophycées où elles sont décrites abondamment, leur membrane interne s'invagine en de nombreux tubules souvent dilatés et orientés parallèlement au grand axe de l'organite (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Brown & Weier, 1970; Kugrens & West, 1972; Tripodi & Beth, 1976; Allen & Scott, 1977; Wetherbee, 1978; Pueschel, 1979; Tsekos & Schnepf, 1983). Ce type de structure est connu chez d'autres Thallophytes chlorophylliens particulièrement les Phéophycées (Pollock & Cassel, 1977; La Claire & West, 1978; Pellegrini, 1978) et les Chlorophycées (Burr & West, 1970; Pickett-Heaps, 1975). Chez les Protistes (Perasso, 1973), l'existence de mitochondries à tubules est une des particularités ultrastructurales les plus constantes de ce groupe.

L'association des mitochondries à d'autres organites - plastes, réticulum endoplasmique, dictyosomes - est marquante (fig. 3 et 5) dans les cellules du point végétatif de *Gracilaria*. L'association mitochondrie-dictyosome se réalise toujours par la face de formation de l'appareil de Golgi (fig. 3).

Chez les Rhodophycées, ces associations sont connues (Peyrière, 1972; Feldmann & Guglielmi, 1976; Delivopoulos & Tsekos, 1986). Des expériences de centrifugation (Peyrière, 1975) ont montré, d'une part, que l'association des mitochondries et des dictyosomes n'est pas fortuite mais structurelle et, d'autre part, que les travées du réticulum endoplasmique ont un rôle associateur. La signification physiologique de ces relations - synthèse et transport de substances - n'est plus à démontrer (Maureen *et al.*, 1974).

Les dictyosomes. Leur structure se rapproche de celle décrite, d'une part, dans les organes reproducteurs notamment les sporocystes, où ils sont à l'origine des vésicules fibreuses (Peyrière, 1970; Chamberlain & Evans, 1973; Scott & Dixon, 1973; Feldmann & Guglielmi, 1976; Allen & Scott, 1977; Tripodi & De Masi, 1977; Borowitzka, 1978; Wetherbee, 1978; Pueschel, 1979; Nonomura & West, 1980; Boney, 1981; Tsekos, 1981; Delivopoulos & Tsekos, 1986), d'autre part, dans les cellules végétatives et plus particulièrement dans les cellules méristématiques où ces organites sont généralement très actifs (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Hawkins, 1974). Chez *Gracilaria*, l'appareil de Golgi n'est actif (sacculés dilatés, sécrétant d'abondantes vésicules) que dans les initiales primaire et secondaires du dôme. Cette situation est donc inverse de celle observée chez le plastidome, qui est préférentiellement actif dans les initiales tertiaires et quaternaires du cortex.

L'appareil de Golgi est aussi très développé dans les cellules apicales des Phéophycées des genres *Himantalia* (Berkaloff, 1963), *Dictyota* (Gaillard & L'Hardy-Halos, 1984; Katsaros & Galatis, 1985) et *Sphacelaria* (Prudhomme

Van Reine & Star, 1981). Chez *Cystoseira*, l'appareil de Golgi est peu développé dans l'initiale apicale, les cellules latérales et basales adjacentes, il est très actif, par contre, dans les cellules méristodermiques (Pellegrini, 1978).

Le vacuome. Contrairement aux cellules de la medulla, qui sont très vacuolisées, celles du dôme et du cortex se caractérisent comme les cellules actives du thalle de nombreuses Rhodophycophytes (Bouck, 1962; Lichtlé & Giraud, 1969; Brown & Weier, 1970; Kugrens & West, 1972; Nonomura & West, 1980; Bert, 1981; Cabioch & Giraud, 1982; Godin, 1985), par un cytoplasme dense et peu vacuolisé.

Les glyoxysomes (fig. 4: GL). Dans le cytoplasme pariétal, situé au pôle distal de l'apicalc primaire, on observe de rares mais volumineux globules au contenu homogène peu dense aux électrons, entouré par un cerne clair limité par une membrane. Leur structure et leur localisation au voisinage des plastes et des mitochondries rappellent les glyoxysomes, dont on connaît le rôle dans la photorespiration et dont la physiologie a fait l'objet d'une analyse récente chez plusieurs Algues (Brechignac, 1985).

Chez les Phéophycophytes, la situation est plus complexe, puisqu'on y connaît des espèces dont la cellule apicale possède un cytoplasme dense; c'est le cas, par exemple, de *Sphacelaria* sp. (Prudhomme Van Reine & Star, 1981; Katsaros *et al.*, 1983) et des espèces dont l'initiale apicale est très vacuolisée (Pellegrini, 1978). L'initiale apicale de *Dictyota dichotoma* (Gaillard & L'Hardy-Halos, 1984) possède un cytoplasme dense, renfermant de nombreux physodes. Chez les Bryales (Bonnot, 1968), et les Sphagnales (Fabre & Orcival, 1982), l'initiale apicale a le même aspect que celle des Rhodophycophytes.

L'apicale pyramidale des Pteridophytes (Hocquette & Laloux, 1960) est peu active et très vacuolisée, alors que la région sous-apicale, qui est en fait la zone organogène, est constituée de cellules actives qui renferment un cytoplasme dense, peu vacuolisé.

CONCLUSION

L'étude infrastructurale du point végétatif de la fronde de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. fait apparaître des caractères originaux:

- la polarisation de la cellule apicale mère et la présence de dictyosomes hypertrophiés,
- l'analogie structurale des cellules apicales et sous-apicales des axes primaires et secondaires,
- la différenciation des cellules apicales des axes d'ordre 3 et plus,
- la localisation des enzymes de polymérisation de l'amidon dans la membrane nucléaire externe de l'hémisphère proximal du noyau.

Elle permet, de plus, de définir 3 ensembles homogènes:

- un dôme méristématique réduit à 8 cellules (apicales et sous-apicales I et II) dont les nombreux caractères de différenciation cellulaires s'opposent au schéma classique d'un méristème,

- un cortex différencié constitué par l'alternance d'apicales et de sous-apicales des rameaux d'ordre 3 et plus,
- une medulla formée de cellules les plus vacuolisées.

Cette étude sera complétée par l'infrastructure du disque basal et par l'analyse des modifications ultrastructurales qui accompagnent la mise en place de l'apex de la plantule. Les travaux en cours permettent d'annoncer, d'ores et déjà, qu'il existe des différences cytologiques entre ces diverses structures, notamment en ce qui concerne la nature et la fréquence des inclusions vacuolaires.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur plus vive reconnaissance à Madame L'Hardy-Halos, Maître de Recherche au C.N.R.S. pour ses conseils et ses critiques constructives, qui ont contribué à l'amélioration sensible du document. Ils remercient également Mademoiselle Delécourt pour ses travaux préliminaires de dactylographie qui ont facilité à l'un d'entre nous, la frappe définitive de l'article.

BIBLIOGRAPHIE

- ABÉLIARD Ch. & L'HARDY-HALOS M.-Th., 1973 - A propos de l'ontogenèse des cladomes surnuméraires et notamment des cladomes épiphizoidiens chez quelques Délessériacées (Rhodophycées, Cérámiales). *Rev. Algol. n.s.* 11: 72-90.
- ALLEN C.D. & SCOTT J.L., 1977 - Unusual dictyosome morphology and vesicle formation in tetrasporangia of the marine red alga *Polysiphonia denudata*. *J. Ultrastruct. Res.* 58 (3): 289-298.
- BERKALOFF C., 1963 - Les cellules méristématiques de l'*Himantalia lorea* (L.) S.F. Gray. Étude au microscope électronique. *J. Microscop.* 2: 213-228.
- BERT J., 1981 - Recherches anatomiques et cytologiques sur *Dilsea carnosa* (Schmidel) O. Kuntze. *Bull. Soc. Linn. Normandie* 108: 37-42.
- BERTHIER J., 1972 - Recherches sur la structure et le développement de l'apex du gamétophyte feuillé des Mousses. *Rev. Bryol. Lichénol.* 38: 421-551.
- BISALPUTRA T., 1974 - Plastids. In W.D.P. STEWART (Ed.), *Algal Physiology and Biochemistry*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 124-160.
- BONEY A.D., 1981 - Mucilage: the ubiquitous algal attribute. *Brit. Phycol. J.* 16: 115-132.
- BONNOT E.-J., 1968 - Contribution à la connaissance structurale de l'apex du gamétophyte feuillé des Bryales. Thèse de Doctorat d'État, Faculté de Dijon, 273p.
- BOROWITZKA M.A., 1978 - Plastid development and floridean starch grain formation during carposporogenesis in the coralline red alga *Lithotrix aspergillum* Gray. *Protoplasma* 95 (3): 217-228.
- BOROWITZKA M.A. & VESK M., 1978 - Ultrastructure of the Corallinaceae. I. The vegetative cells of *Corallina officinalis* and *C. cuvieri*. *Mar. Biol.* 46: 295-304.
- BOUCK B., 1962 - Chromatophore development, pits and other fine structure in the red alga *Lomentaria baileyana* (Harv.) Farlow. *J. Cell. Biol.* 12: 553-569.

- BRAWLEY S.H. & WETHERBEE R., 1981 - Cytology and ultrastructure. In C.S. LOBBAN & WYNNE M.J. (eds.), *The Biology of Seaweeds*, Botanical Monographs, 17: 786p., Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne.
- BRECHIGNAC F., 1985 - *Photosynthèse et photorespiration chez la macroalgue marine Chondrus crispus. Substrat carboné absorbé et nature de la prise d'oxygène*. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Paris VII, 112p.
- BROWN D.L. & WEIER T.E., 1970 - Ultrastructure of the freshwater alga *Batrachospermum*. I - Thin section and freeze-etch analysis of juvenile and photosynthetic filament vegetative cells. *Phycologia* 9: 217-235.
- BURR F.A. & WEST J.A., 1970 - Light and electron microscope observations on vegetative and reproductive structures of *Bryopsis hypnoides*. *Phycologia* 9: 17-38.
- BUVAT R., 1955 - Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol.* 31: 595-656.
- CABIOCH J. & GIRAUD G., 1982 - La structure hildenbrandioïde: stratégie adaptative chez les Floridées. *Phycologia* 21: 307-315.
- CHADEFAUD M., 1948 - Sur les anastomoses interfilamenteuses de la Floridée incrustante *Peirocellis cruenta*. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 95: 365-367.
- CHADEFAUD M., 1960 - Végétaux non vasculaires. In *Cryptogamie "Traité de Botanique systématique"* Masson et Cie, 1: 1018p.
- CHAMBERLAIN A.H.L. & EVANS L.V., 1973 - Aspects of spore production in the red alga *Ceramium rubrum*. *Protoplasma* 76: 139-159.
- DELIVOPOULOS S.G. & TSEKOS I., 1985 - Nuclear activity in gonimoblast generative cells of the red alga *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss (Gigartinales). *Flora* 177: 309-315.
- DELIVOPOULOS S.G. & TSEKOS I., 1986 - Ultrastructure of carposporogenesis in the red alga *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Gigartinales, Gracilariaceae). *Bot. Mar.* 29: 27-35.
- DEXHEIMER J., MULLER J. et RIEDACKER A., 1982 - Étude ultrastructurale des coffres de racines de Chêne (*Q. robur*). I. - Les pivots. *Canad. J. Bot.* 60 (5): 610-629.
- DUCREUX G., 1968 - Sur l'ultrastructure des apex des bourgeons principal et axillaire de *Chara vulgaris*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267: 163-166.
- DUCREUX G., 1979 - Quelques aspects cellulaires des problèmes de corrélations et de morphogénèse à partir de deux exemples: *Chara vulgaris* L. et *Sphacelaria cirrosa* J. Agardh. *Bull. Soc. Bot. Fr., Actual. Bot.* 126 (2): 7-19.
- DUCREUX G., 1983 - Analyse séquentielle du fonctionnement de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Sphacelariales, Pheophycées) et caractérisation des potentialités morphogénétiques des cellules initiales. *Cryptogamie, Algol.* 4 (1-2): 37-53.
- FABRE M.-C. & ORCIVAL J., 1982 - Données ultrastructurales sur les apex végétatif et sexuels de *Sphagnum flexuosum*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. III*, 294 (22): 1073-1080.
- FELDMANN G. & GUGLIELMI G., 1976 - Ultrastructure des cellules sécrétrices des *Anthamnion* (Rhodophycées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. D*, 282 (24): 2163-2166.
- FELDMANN J., FELDMANN G. & GUGLIELMI G., 1977 - Nouvelle observation sur l'ultrastructure des synapses des Rhodophycées. *Rev. Algol.* 12 (1-2): 11-30.
- GAILLARD J. et L'HARDY-HALOS M.-Th., 1984 - Morphogénèse du *Dicryota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Pheophycée, Dictyotales). *Ann. Sci. Nat. Bot. Paris* 13 (6): 11-133.

- GIRAUD G. & CABIOCH J., 1976 - Étude ultrastructurale de l'activité des cellules superficielles du thalle des Corallinacées (Rhodophycées). *Phycologia* 15: 405-414.
- GODIN J., 1985 - *Biologie des Laurencia du littoral Boulonnais*. Thèse de Doctorat d'État, Univ. Lille Flandres-Artois, 259p.
- GOFF L.J. & COLEMAN A.W., 1985 - The role of secondary pit connections in red algal parasitism. *J. Phycol.* 21: 483-508.
- HALLET J.N., 1969 - Durée du cycle mitotique dans le point végétatif de *Polytrichum formosum* Hedw. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 269: 2080-2090.
- HARA Y. & CHIHARA M., 1974 - Comparative studies on the chloroplast ultrastructure in the Rhodophyta, with special reference to their taxonomic significance. *Sci. Rep. Tokyo, Kyoiku Daigaku Sec. B* 15: 209-235.
- HAWKINS E.K., 1974 - Growth and differentiation of the Golgi apparatus in the red alga *Callithamnion roseum*. *J. Cell. Sci.* 14 (3): 633-655.
- HEBANT C.R., HEBANT-MAURI R. et BARTHONNET J., 1978 - Evidence for division and polarity in apical cells of Bryophytes and Pteridophytes. *Planta* 138: 49-52.
- HOCQUETTE M. & LALOUX L., 1960 - La cellule tétraédrique de l'apex de la tige de *Polypodium vaccinifolium* Willd. n'est qu'une cellule épidermique. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 250: 744-745.
- JUNGERS V., 1933 - Recherches sur les plasmodesmes chez les Végétaux. II - Les synapses des Algues rouges. *Cellule* 42: 7-28.
- KABBARA O., 1978 - *Recherches sur la structure et le fonctionnement de l'apex végétatif dans le genre Cystoseira (Phéophycées, FUCALES)*. Thèse de Doctorat de 3ème Cycle, Univ. Paris VI.
- KATSAROS C. & GALATIS B., 1985 - Ultrastructure studies in thallus development in *Dictyota dichotoma* (Phéophycées, Dictyotales). *Brit. Phycol. J.* 20: 263-276.
- KATSAROS C., GALATIS B. & MITRAKOS K., 1983 - Fine structural studies on the interphase and dividing apical cell of *Sphaelaria tribuloides* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 19: 16-30.
- KILLIAN K., 1914 - Ueber die Entwicklung einiger Florideen. *Z. Bot.* 6: 209-279.
- KLING R. & BODARI M., 1986 - La construction du thalle de *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Rhodophyceae, Gigartinales): édification de la fronde; essai d'interprétation phylogénétique. *Cryptogamie, Algol.* 7 (3): 231-246.
- KUGRENS P. & WEST J.A., 1972 - Ultrastructure of tetrasporogenesis in the parasitic red alga *Levringiella gardneri*. *J. Phycol.* 8: 370-383.
- KYLIN H., 1930 - Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Lunds Univ. Arssk., Avd. 2, Bd 26* 6: 103p.
- LA CLAIRE J.W. & WEST J.A., 1978 - Light and electron microscopic studies of growth and reproduction in *Cutleria* (Phaeophyta). I - Gametogenesis in the female plant of *C. hancockii*. *Protoplasma* 97: 93-110.
- LECOCQ F.M., HALLET J.N. & REBERTEAU R., 1980 - Contenu en DNA nucléaire et cycles cellulaires dans le méristème apical du *Fucus spiralis*. *Canad. J. Bot.* 59: 1405-1412.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1971 - Recherche sur les Céramiacées (Rhodophycées, Cérariales) et leur morphogénèse. II. - Les modalités de la croissance et les remaniements cellulaires. *Rev. Gén. Bot.* 78: 201-256.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1983 - Régénération chez les Algues. *Rev. Gén. Bot.* 90: 81-116.

- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1985 - Thalle. In *Encyclopedia Universalis* (Ed.), Paris, 2e éd. 15: 1043-1047.
- LICHTLE C. & GIRAUD G., 1969 - Étude ultrastructurale de la zone apicale du thalle du *Polysiphonia elongata* (Rhodophycée, Floridée). Évolution des plastes. *J. Microscop.* 8: 867-874.
- LICHTLE C., 1973 - Ultrastructure du plaste de deux Rhodophycées: *Rhodochorton purpureum* (Lighfl.) Rosenv. et *Rhodothamniella floridua*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Sér. D, 277 (18): 1865-1868.
- MAGNE F., 1964 - Recherches caryologiques chez les Floridées. *Cah. Biol. Mar. suppl.*, V (5): 467-664.
- MAUREEN E., CALLOW M.E. & EVANS L.V., 1974 - Studies on the shipfouling alga *Enteromorpha* III. - Cytochemistry and autoradiography of adhesive production. *Protoplasma* 80: (1-3): 15-27.
- MCCULLY M., 1966 - Histological studies on the genus *Fucus*. I - Light microscopy of the vegetative plant. *Protoplasma* 62: 287-305.
- MICHAUX-FERRIERE N., 1973 - Culture et comportement *in vitro* du méristème apical adulte de *Pteris cretica*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 277 (20): 2149-2152.
- NONOMURA A.M. & WEST J.A., 1980 - Ultrastructure of the parasite *Janczewskia morimotoi* and its host *Laurencia nipponica* (Ceramiales, Rhodophycées). *J. Ultrastruct. Res.* 73: 183-198.
- OLIVEIRA J.C., 1968 - Recherches sur le développement et les organes reproducteurs des *Gracilaria* de la Manche. Thèse de Doctorat de 3ème Cycle, Faculté des Sciences, Paris, 49p.
- PELLEGRINI L., 1978 - *Ultrastructure et différenciation des cellules du méristème végétatif de la Cytosira stricta*. Thèse de Doctorat d'État, Faculté des Sciences d'Aix-Marseille II, 2 vol., 191p., 81 pl.
- PELLEGRINI L., 1979 - On the origin and development of vacuoles in promeristematic cells of *Cytosira stricta* Sauvageau (Phaeophyta, Fucales). *Protoplasma* 101: 89-102.
- PELLEGRINI M. & PELLEGRINI L., 1983 - Particularités ultrastructurales des cellules végétatives de l' *Alsidium helminthocorton* (Rhodophycées, Rhodomélacées). *Ann. Sci. Nat. Bot. Paris* 5: 211-227.
- PERASSO R., 1973 - Effets de l'énucléation sur la transcription mitochondriale chez une amibe. *Expil. Cell. Res.* 81: 15-25.
- PEYRIERE M., 1970 - Évolution de l'appareil de Golgi au cours de la tétrasporogénèse de *Griffithsia flocculosa* (Rhodophycées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 270: 2071-2074.
- PEYRIERE M., 1972 - *Étude cytologique de la Céramiacée Griffithsia flocculosa et de quelques autres Floridées*. Thèse de Doctorat d'État, Univ. Paris XI, 133p.
- PEYRIERE M., 1975 - A propos des relations dictyosomes-mitochondries observées chez les Rhodophycées Floridées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 281: 1578-1582.
- PHILLIPS R.W., 1925 - On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria*. *Ann. Bot.* 39: 787-803.
- PICKETT-HEAPS J.D., 1975 - *Green Algae. Structure, Reproduction and Evolution in Selected Genera*. Ed. Sinauer, Sunderland Mass., 606p.
- POLLOCK E.G. & CASSEL R.Z., 1977 - An intracrystal component of *Fucus* sperm mitochondria. *J. Ultrastruct. Res.* 58: 172-177.
- PRUDHOMME VAN REINE W.F. & STAR W., 1981 - Transmission electron microscopy of the apical cells of *Sphaecelaria* sp. (Sphaecelariales). *Blumea* 27 (2): 523-546.

- PUESCHEL C.M., 1979 - Ultrastructure of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata*. *J. Phycol.* 15: 409-424.
- RAMM-ANDERSON S.M. & WETHERBEE R., 1982 - Structure and development of the carposporophyte of *Nemalion helminthoides* (Nemalionales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 18: 133-141.
- ROSENVINGE L.K., 1884 - Bidrag til siphonia's morfologie. *Bot. Tidsskr.* 14: 153.
- ROSENVINGE L.K., 1917 - The Marine Algae of Denmark. Contribution to their natural history. II - Cryptonemiales. *Mem. Acad. Roy. Sci. Lett. Danemark. Sect. Sci.*, VII (2).
- SCOTT T.L. & DIXON P.S., 1973 - Ultrastructure of tetrasporogenesis in the marine red alga *Ptilota hypnoides* (Ceramiales). *J. Phycol.* 9 (1): 29-46.
- SIEVERS A., 1967 - Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Geotropischen Reaktion. II - Die Polare Organisation des normal wachsenden Rhizoids von *Chara foetida*. *Protoplasma* 64: 225-233.
- SJÖESTEDT L.G., 1926 - Floridean Studies. *Lunds Univ. Arssk.*, N.F., II (22): 1-95.
- SOSSOUNTZOV L., 1976 - Infrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une fougère *Marsilea drummondii* A. Br. *La Cellule* 71: 275-307.
- SPURR A.R., 1969 - A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31-43.
- TOBLER F., 1907 - Zur Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen in Algenhallus. *Flora* 97: 299-307.
- TRIPODI G. & BETH K., 1976 - Unusual cell structures in tumor like formation of *Gracilaria*. *Arch. Microbiol.* 108 (2): 167-174.
- TRIPODI G. & DE MASI F., 1977 - The post-fertilization stages of red algae: the fine structure of the fusion cell of *Erythrocytis*. *J. Submicr. Cytol.* 9 (4): 389-401.
- TSEKOS I., 1981 - Growth and differentiation of the Golgi apparatus and wall formation during carposporogenesis in the red alga *Gigartina teedii*. *J. Cell. Sci.* 52: 71-84.
- TSEKOS I., 1982 - Plastids development and floridean starch grain formation during carposporogenesis in the red alga *Gigartina teedii*. *Cryptogamie, Algol.* III (2): 91-103.
- TSEKOS I. & SCHNEPF E., 1983 - The ultrastructure of carposporogenesis in *Gigartina teedii* (Roth.) Lamour. (Rhodophyceae, Gigartinales) auxiliary cell, cystocarpic plant. *Flora* 173: 81-96.
- VENABLE J.M. et COGGESHALL R., 1965 - A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 25: 407.
- WETHERBEE R., 1978 - The presence of tubular plasmalemmal structures during carposporogenesis in the red alga *Polysiphonia*. *Protoplasma* 94 (3-4): 341-345.
- WETHERBEE R. & WYNNE M., 1973 - The fine structure of the nucleus and nuclear association of developing carposporangia in *Polysiphonia novae-angliae* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 9: 402-407.

EXPLICATION DES FIGURES

Fig. 1. - *Gracilaria verrucosa*. Le développement de la fronde est assuré par l'activité segmentogène de cellules méristématiques: une cellule initiale apicale primaire et des cellules initiales latérales secondaires, tertiaires et quaternaires. Il en résulte une structure cladomienne constituée d'un cladome principal et de cladomes latéraux courts (= microcladomes). Tous ces cladomes sont dépourvus de pleuridies (= cladome et microcladomes nus) et sont donc réduits à leur filament axial. Les nombres I, II, III, IV, ... identifient respectivement l'axe primaire (axe I) et les axes latéraux secondaires, tertiaires, quaternaires (axes II, III, IV, ...).

1, 2, 3, ...: numéros d'ordre des cellules axiales primaires (AX.I), figurées sur le schéma. AX.I, AX.II, ...: cellules axiales primaires, secondaires, ... autres que les cellules apicale et sous-apicale. SA.: cellule sous-apicale. A.: cellule apicale.

Fig. 2 - Aspect morphologique et cytologique du dôme apical, montrant les cellules apicale (A.I) et sous-apicale (SA.I) primaires, les cellules sous-jacentes de l'axe primaire (AX.I) et les cellules des axes secondaires (AX.II). La paroi externe est pluristratifiée, on reconnaît sous la cuticule (cu), la couche moyenne (cm) et la couche interne (ci).

Fig. 3 - L'initiale apicale primaire (A.I) et la cellule sous-apicale correspondante (SA.I) renferment un noyau de grande taille. Le plaste (P), situé au pôle distal de la cellule initiale, montre une constriction médiane qui suggère un processus de bipartition en cours (flèche double). Les mitochondries (mi) s'associent à la face de formation des dictyosomes (d). Les granules amylières (A) s'accumulent préférentiellement sous le noyau (N). Les profils réticulaires sont nombreux et dilatés (RE). Le plasmalemme (PL) forme d'abondantes villosités et montre des vésicules d'exocytose (flèche simple).

Fig. 4 - Détail de la cellule apicale primaire (A.I): les profils du réticulum endoplasmique (RE) sont dilatés. Les saccules golgiens (d) sont hypertrophiés. On note la présence de globules osmiophiles (GL) cernés par un liséré clair qui rappellent les glyoxysomes.

Fig. 5 - Détail de la cellule apicale primaire montrant la triple association plaste-dictyosome-mitochondrie (voir fig. 3).

Fig. 6 - Aspect d'une cellule apicale secondaire (A.II) et de la cellule sous-apicale correspondante (SA.II) renfermant des plastides d'aspect juvénile à 2 ou 3 thylacoïdes.

Fig. 7 - Une cellule apicale d'un axe tertiaire (A.III), probablement près de se diviser puisqu'elle renferme deux noyaux (N). Les granules amylières (A) et les vacuoles (V) confluent au pôle distal de la cellule dans laquelle on distingue en outre des formations membranaires révélatrices d'autophagie (flèche double). Les mitochondries (mi) se localisent préférentiellement dans la région proximale de la cellule.

Fig. 8 - Le cortex se différencie en un cortex externe (ex) qui est constitué par les initiales tertiaires (A.III) et quaternaires (A.IV) et un cortex interne (cxi) qui compte les cellules axiales secondaires (AX.II) et tertiaires (AX.III). Toutes les cellules ont un cytoplasme dense, riche en organites. La paroi externe, qui est en continuité avec celle du dôme apical, présente la même structure pluristratifiée; la couche interne (ci) est amorphe et transparente aux électrons; la couche moyenne (cm) est fibreuse et se distingue nettement de la cuticule (cu).

Fig. 9 et 10 - Les synapses secondaires. Fig. 9. Stade de formation de la cellule intermédiaire (ci) née de la division d'une cellule donatrice (cd). Les deux cellules sont reliées par une jonction synaptique secondaire (sy.II).

Fig. 10. Etablissement d'une anastomose entre deux cellules corticales, l'une interne, l'autre externe. La cellule corticale interne qui joue le rôle de cellule donatrice (cd) a engendré une cellule intermédiaire (ci) qui est en train de fusionner (flèche double) avec la cellule corticale externe qui joue le rôle de cellule réceptrice (cr).

Fig. 11 - Une cellule médullaire: la grande vacuole centrale (V), renfermant des éléments fibro-granulaires, refoule le cytoplasme à la périphérie.

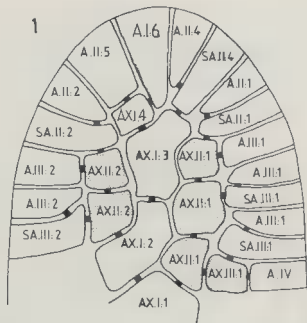
Fig. 12 à 15 - Vues partielles de cellules médullaires. Fig. 12. Dans le cytoplasme ajouré, on note la présence des travées de l'ergastoplasme (ER). Les plastes (P) et les mitochondries (mi) restent bien structurés. Les profils vacuolaires montrent des images d'autophagie (flèche double).

Fig. 13 - Le noyau (N), dont l'enveloppe est très altérée, renferme un nucléoplasme fibrillo-granulaire.

Fig. 14 - Présence d'inclusions osmiophiles à contour polyédrique (i). Les granules amylières (A) se concentrent autour du noyau.

Fig. 15 - Synapse de type *Asparagopsis* entre deux cellules médullaires. En suivant la terminologie de Feldmann *et al.* (1977), on distingue: le plasmalemme synaptopariétal (ps), le plasmalemme synaptocytoplasmique (ms), la membrane limitant du bouchon (mb), le disque sidérophile (ds) et le bouchon (b).

Fig. 16 - Sur le point végétatif d'une fronde vue en coupe longitudinale axiale, on reconnaît les trois régions caractéristiques: le dôme apical (DO), le cortex (CO) et la médulla (ME). La médullarisation, qui se manifeste par l'augmentation de taille des cellules et par leur vacuolisation, est progressive sous le dôme apical, tandis qu'elle est brusque sous le cortex. Il est à remarquer que la coupe ne passe pas par l'initiale apicale primaire



Abréviations utilisées sur toutes les figures

I, II, III, IV: axe primaire et axes latéraux secondaires, tertiaires et quaternaires; AX.I, AX.II, ...: cellules axiales primaires, secondaires, ...; A.: cellule apicale; (A): granule amylière; b: bouchon; cd: cellule donatrice; ci: couche interne; cit: cellule intermédiaire; cm: couche moyenne; cu: cuticule; ex: cortex externe; exi: cortex interne; d: dictyosome; DO: dôme; ds: disque sidérophile; ER: ergastoplasme; GL: globule osmiophile; i: inclusion osmiophile polyédrique; mb: membrane du bouchon; me: méat; ME: medulla; mi: mitochondrie; ms: plasmalemme synaptocyttoplasmique; N: noyau; P: plaste; pa: paroi; ph: phycobilisomes; PL: plasmalemme; ps: plasmalemme synaptopariétal; RE: réticulum endoplasmique; SA: cellule sous-apicale; sy.II: synapse secondaire; V: vacuole.

2

